



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA - DBI**

JAILTON JORGE MARQUES DO SACRAMENTO

**VIZINHANÇA NÃO AMIGÁVEL: A DISTÂNCIA ENTRE
COLÔNIAS NÃO ALTERA A AGRESSIVIDADE
INTERCOLONIAL EM *Nasutitermes* aff. *coxipoensis*
(ISOPTERA: TERMITIDAE)**

São Cristóvão

2017



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA - DBI**

JAILTON JORGE MARQUES DO SACRAMENTO

**VIZINHANÇA NÃO AMIGÁVEL: A DISTÂNCIA ENTRE
COLÔNIAS NÃO ALTERA A AGRESSIVIDADE
INTERCOLONIAL EM *Nasutitermes aff. coxipoensis*
(ISOPTERA: TERMITIDAE)**

Orientadora

Prof.^a Dr.^a Ana Paula Albano Araújo

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Sergipe como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Biologia.

São Cristóvão

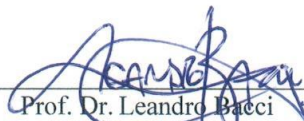
2017

Jailton Jorge Marques do Sacramento

**Vizinhança não amigável: a distância entre colônias não altera a
agressividade intercolonial em *Nasutitermes aff. coxipoensis*.**

Monografia apresentada à Universidade Federal de Sergipe, como parte das exigências do Bacharelado em Biologia, para obtenção do título de “Bacharel em Biologia”.

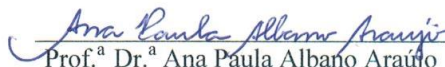
APROVADA em: 26 de maio de 2017.



Prof. Dr. Leandro Bacci
Universidade Federal de Sergipe



Prof. Dr. Paulo Felipe Cristaldo
Universidade Federal de Sergipe



Prof.ª Dr.ª Ana Paula Albano Araújo
Universidade Federal de Sergipe
(Orientadora)

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE – BRASIL
2017

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Sergipe pela oportunidade, por tudo que eu pude aprender e viver nessa instituição.

À professora Dr.^a Ana Paula Albano Araújo pela orientação, por toda paciência, disponibilidade e confiança.

Ao professor Dr. Paulo Fellipe Cristaldo, pelo auxílio de sempre, pelas dicas e pela disponibilidade.

Aos gestores da Reserva Ecológica Santa Isabel (REBIO), Pirambu-SE, pelo suporte logístico.

À equipe de estagiários do Laboratório de Interações Ecológicas: Josy, Léo, Dina, Dani, Paulinho e Lucineide, pela parceria de sempre. Vocês são mais que uma equipe de trabalho, são verdadeiros amigos!

Às pessoas que me acompanharam durante a graduação e que de alguma forma contribuíram com o meu crescimento tanto acadêmico quanto pessoal; principalmente Jéssica, Talita e Suzi.

Àqueles que mesmo longe sempre estiveram por perto e com quem eu sempre soube que podia contar, principalmente Carol e Cáio!

À minha família pelo apoio e compreensão; especialmente à minha tia Elma por ter me ajudado quando mais precisei.

Ao meu afilhado Arthur e a Kauã pela curiosidade e por me permitirem ver o brilho nos seus olhos quando a gente fala sobre “os bichinhos”.

À minha mãe por tudo! Por me fazer ser quem eu sou e por sempre me apoiar em tudo aquilo que decidi! Por me dar meios de estudar e me incentivar a isso! Obrigado pelo seu amor!

A todos, enfim, que de alguma forma contribuíram para a minha formação e que me apoiaram, muito obrigado!

SUMÁRIO

Página

LISTA DE FIGURAS	iii
RESUMO	iv
REFERENCIAL TEÓRICO	1
VIZINHANÇA NÃO AMIGÁVEL: A DISTÂNCIA ENTRE COLÔNIAS NÃO ALTERA A AGRESSIVIDADE INTERCOLONIAL EM <i>Nasutitermes aff. coxipoensis</i>	5
1. Introdução	6
2. Material & Métodos	9
3. Resultados	13
4. Discussão	16
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1. Média de comportamentos executados entre indivíduos de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* em diferentes tratamentos: controle (indivíduos de mesma colônia) e em pareamento de indivíduos provenientes de colônias próximas e distantes entre si. (A) Índice de agressividade (comportamentos negativos/ total de comportamentos) entre indivíduos e (B) Comportamentos positivos totais.
- FIGURA 2. Tempo médio para morte de indivíduos de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* em diferentes tratamentos: controle (indivíduos da mesma colônia) e em pareamento de indivíduos provenientes de colônias próximas e distantes entre si.
- FIGURA 3. Distância (A) e velocidade percorrida (B) por indivíduos de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* em diferentes tratamentos: controle (indivíduos da mesma colônia) e pareamento de indivíduos provenientes de colônias próximas e distantes entre si.

RESUMO

SACRAMENTO, Jailton Jorge Marques. **Vizinhança não amigável: a distância entre colônias não altera a agressividade intercolonial em *Nasutitermes aff. coxipoensis* (ISOPTERA: TERMITIDAE)**. São Cristóvão: UFS, 2016. 30p. (Monografia – Bacharelado em Biologia).

A territorialidade consiste em um comportamento amplamente difundido entre os animais, podendo interferir na distribuição de indivíduos e espécies nos *habitats*. Para muitos organismos, a agressividade tende a aumentar à medida que os territórios são mais distantes entre si (Hipótese do Querido Inimigo). Insetos sociais que são forrageadores de sítio-central podem representar bons modelos para estudos de defesa de território. Neste estudo, testamos se a Hipótese do Querido Inimigo se aplica a colônias do cupim *Nasutitermes aff. coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). Para isso, analisamos se: (i) a agressividade, (ii) a mortalidade e (iii) a movimentação dos indivíduos é aumentada quando estes são pareados com indivíduos de ninhos distantes quando comparado ao pareamento entre ninhos vizinhos. Para isso, foram feitas todas as combinações de pareamento de indivíduos provenientes de ninhos próximos vizinhos ($N = 3$) e entre cada um destes com um ninho distante ($N = 3$). O controle consistiu no pareamento de indivíduos provenientes da mesma colônia ($N = 6$). O experimento foi conduzido em placas de Petri, sob condições de laboratório. Foram avaliados os comportamentos, a distância e velocidade percorrida, assim como a sobrevivência dos indivíduos. Nossos resultados mostraram que no tratamento controle houve menor agressividade, assim como maior sobrevivência e movimentação dos indivíduos, do que nos tratamentos de pareamentos intercoloniais, os quais não diferiram entre si. Desta forma, nossos resultados não corroboram a Hipótese do Querido Inimigo, uma vez que a agressividade entre indivíduos de diferentes colônias não mostrou variação com a distância entre as mesmas. Estudos futuros poderiam analisar os efeitos do contexto ecológico na modulação da agressividade intercolonial.

Palavras-chave: agressividade, comportamento, Hipótese do Querido Inimigo, sobrevivência.

REFERENCIAL TEÓRICO

Comportamento de territorialidade

Animais de diversos *taxa* apresentam comportamento territorial, que pode ser realizado através da utilização pistas químicas, físicas ou acústicas além de confronto direto entre indivíduos (Baker 1983). Este comportamento pode interferir diretamente na distribuição de indivíduos e na ocupação de áreas pelos organismos e atua como um mecanismo de competição por interferência (Getty 1987), uma vez que permite ao detentor do território impedir o acesso de potenciais competidores a recursos alimentares, parceiros reprodutivos, abrigo e espaço (Gese 2001). Desta forma, a territorialidade garante acesso aos recursos presentes em uma determinada área (Burt 1949). Por outro lado, a defesa de território representa elevado custo energético além do risco de injúrias ou morte. Logo, existe uma relação de custo-benefício associada a esse comportamento. A territorialidade pode ser esperada, portanto, quando os benefícios em se defender determinada área sejam maiores do que os custos da defesa (Brown 1964).

A territorialidade tem sido estudada principalmente em animais vertebrados. No entanto, insetos podem apresentar uma gama de comportamentos tão ampla quanto os observados em vertebrados (Baker 1983), incluindo sinalizações acústicas (Otte & Joern 1975), visuais (Alcock & O'Neill 1986) ou confrontos diretos (Levings & Adams 1984). O comportamento territorial parece ser mais comum entre aqueles insetos capazes de reconhecer pontos específicos de uma área e retornar para esses locais (Otte & Joern 1975). Os insetos eussociais (ex. formigas, abelhas e cupins) parecem representar os melhores exemplos de comportamentos territoriais entre os insetos (Fitzpatrick & Wellington 1983).

Hipótese do Querido Inimigo

Muitos animais territorialistas respondem de forma menos agressiva a indivíduos que têm territórios vizinhos ao seu do que a indivíduos não-vizinhos (estranhos) - fenômeno conhecido como “Hipótese do Querido Inimigo” (Fisher 1954). Essa relação entre agressividade e distância nos territórios foi demonstrada para vários *taxa* (Langen et al 2000, Purdy & Mennill 2016, Detto et al 2017, Dimarco et al 2010). No entanto, o tema é controverso, uma vez que, apesar de observada em muitos estudos, há na literatura trabalhos que não corroboram a “Hipótese do Querido Inimigo” (ex. Müller & Manser 2007, Dunn & Messier 1999, Gordon 1989, Sanada-Morimura *et al.* 2003). As tentativas de se compreender a “Hipótese do Querido Inimigo” têm se baseado em dois mecanismos (Temeles 1994): O primeiro é o risco potencial que um vizinho ou um indivíduo estranho representa para o detentor do território. Nesse caso, o detentor do território reage de forma mais agressiva com relação ao indivíduo não-vizinho quando comparado ao vizinho devido ao fato de o primeiro representar um risco maior, como por exemplo o risco de perda de território. O segundo mecanismo é o nível de familiaridade que o detentor do território apresenta com relação ao vizinho e ao estranho. Esse mecanismo, conhecido como habituação, ocorre quando a exposição frequente a um estímulo (ex. odor) induz a uma baixa resposta a esse estímulo (ex. Langen et al 2000, Dimarco 2010). Logo, uma vez que vizinhos têm maior probabilidade de encontro, a resposta a tais sinais tende a ser reduzida. Embora haja competição entre vizinhos, quando os territórios estão estabelecidos, estes podem passar a ter interesses – e inimigos – em comum. Uma vez que um indivíduo estranho poderia disputar pelo território, é interesse mútuo entre os vizinhos manter o estranho longe (Getty 1987) como pode ser observado, por exemplo, pela formação coalizões defensivas por vizinhos (Detto *et al.* 2017) com o objetivo de expulsar indivíduos estranhos. Tendo em vista que o comportamento agressivo pode ser energeticamente caro e representa risco de injúrias ou morte, responder de forma menos

agressiva contra vizinhos é um comportamento adaptativo uma vez que reduz a energia empregada em atos destinados à defesa territorial (Jeager 1981).

Insetos sociais: organização social e territorialidade

Entre os insetos, há uma gama de tipos de socialidade. A subsocialidade, representada pelo cuidado parental ou por associações gregárias é o tipo de comportamento social mais simples observado nesses animais. Algumas espécies podem apresentar comportamento comunal, no qual indivíduos de uma mesma geração compartilham um ninho, no entanto, cada um deles é responsável por sua própria prole. A eussocialidade é, porém, o tipo mais complexo de comportamento social observado em insetos (Grimaldi & Engel 2005). Insetos eussociais formam colônias nas quais existe divisão de castas entre indivíduos reprodutivos e estéreis além de sobreposição de gerações sendo os indivíduos estéreis coletivamente responsáveis pelo cuidado com os imaturos e pela manutenção da colônia e do ninho (Resh & Cardé 2009). Os insetos eussociais, representados por cupins, formigas e algumas abelhas e vespas, formam sociedades sofisticadas que funcionam sem que haja um controle central (Gordon 2002), de forma que comportamentos complexos são executados a partir de padrões de comportamento individual simples. Esses animais têm em comum o comportamento de construir ninhos ou ocupar estruturas pré-existentes para abrigar suas colônias. Os ninhos protegem a colônia contra inimigos naturais e variações abióticas e sua construção parece ter precedido a socialidade e pode ter sido um catalisador na evolução desse comportamento. Outro fator que pode ter tido um papel importante na evolução da socialidade em Hymenoptera é a similaridade genética entre os indivíduos de uma colônia. Os Hymenoptera apresentam um sistema genético haplodiplóide (machos haplóides e fêmeas diplóides) resultando em alta similaridade genética entre as fêmeas (0,75) o que favorece a seleção de grupo: uma vez que as fêmeas são geneticamente mais similares entre si do que poderiam ser à sua própria prole, se dedicar ao cuidado de suas irmãs eleva o *fitness* inclusivo. Cupins, no

entanto, são diplóides, logo a similaridade genética entre irmãos não pode ser utilizada como explicação para o desenvolvimento da socialidade nesse grupo, uma vez que entre os cupins, os irmãos não são geneticamente mais próximos entre si do que seriam com sua própria prole. O surgimento e manutenção da eussocialidade nesse grupo parece ter ocorrido pela necessidade dos indivíduos de serem inoculados com simbiontes por seus companheiros de ninho (Grimaldi & Engel 2005) .

Os insetos sociais possuem sistemas sofisticados de comunicação como, por exemplo, a dança utilizada pelas abelhas para informar aos outros indivíduos da colônia sobre a localização do recurso (Billen 2006) ou a comunicação vibroacústica por meio do batimento das asas ou de partes do corpo contra o substrato (Hunt & Richard 2013). A comunicação química é, no entanto, a mais importante em insetos (Billen 2006). A defesa da colônia, por exemplo, é realizada por indivíduos que apresentam diferenciações morfológicas, fisiológicas e/ou comportamentais (Ishikawa & Miura 2012) e uma das principais habilidades que permite a defesa e coesão das colônias em insetos sociais é o reconhecimento de sinais químicos (hidrocarbonetos cuticulares) presentes em seus exoesqueletos, que permite diferenciar entre indivíduos próprios e não próprios da colônia. A composição dos hidrocarbonetos cuticulares pode ser influenciada tanto por fatores genéticos (endógenos) quanto por fatores ambientais ou exógenos (Van Zweden & D'Ettoire 2010, Kaib *et al.* 2004). Desta forma, o contexto ambiental ao qual as colônias estão submetidas deve alterar o reconhecimento e a resposta comportamental entre indivíduos de diferentes colônias (Florane *et al.* 2004).

Cupins: exploração por recursos e evidências de territorialidade

Cupins são insetos eussociais que se alimentam de matéria orgânica vegetal, solo ou fungos e, assim como as formigas apresentam importante papel na ciclagem de nutrientes e na renovação do solo nos ambientes tropicais (Resh & Cardé 2009), uma vez que os indivíduos de muitas espécies de cupim se deslocam, durante a atividade de forrageamento, por meio de

túneis subterrâneos ou galerias (Tschinkel 2010). As espécies de cupim podem ser classificadas como forrageadoras de sítio-único, quando a colônia nidifica no próprio recurso; intermediárias, quando a divisão entre ninho e recurso alimentar não é bem definida, e forrageadoras de sítio-central, quando existe uma completa separação entre ninho e recurso. Entre os forrageadores de sítio-central, todas as atividades de forrageamento iniciam e terminam no ninho (Traniello & Leuthold 2000).

Diferente de outros insetos sociais (ex. Hymenoptera), que podem utilizar pistas visuais para foragear, os cupins são cegos e o forrageamento nesse grupo é organizado predominantemente por sinais químicos, como por exemplo por feromônios de trilha depositados sobre o substrato (Arab *et al.* 2012). Além disso, o reconhecimento de hidrocarbonetos cuticulares permite discriminação entre indivíduos próprios da colônia e não-próprios (Kaib *et al.* 2002), promovendo coesão na colônia.

Como todos os insetos eussociais, os cupins apresentam divisão de tarefas baseada em castas, onde coabitam no ninho indivíduos reprodutores e estéreis (operários e soldados). Operários são responsáveis pelo cuidado com os imaturos, além de realizarem a busca por recursos alimentares e trabalharem na manutenção do ninho, sendo os mais numerosos na colônia. Os soldados são especializados na defesa da colônia, mas em alguns casos podem auxiliar na procura por fontes alimentares (Almeida *et al.* 2016, Traniello 1981).

Embora poucos estudos tenham verificado a agressividade e defesa de territórios em cupins, existem evidências de que algumas espécies apresentam agressividade não só interespecífica como também entre colônias dentro de uma mesma espécie (Leponce *et al.* 1996, Kaib *et al.* 2002, Levings & Adams 1984, Shelton & Grace 1997). Estudos têm sugerido que tais espécies podem apresentar territorialidade devido ao espaçamento regular entre ninhos (Kaib *et al.* 1997) e às observações de alta agressividade entre colônias vizinhas de mesma e de diferentes espécies nas bordas das áreas de forrageamento (Levings & Adams 1984).

Neste estudo, o objetivo principal foi verificar se a agressividade inter-colonial em *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* é aumentada com a distância entre as colônias, conforme previsto Hipótese do Querido Inimigo.

**Vizinhança não amigável: a distância entre colônias não altera a
agressividade intercolonial em *Nasutitermes aff. coxipoensis*.**

Jailton Jorge Marques, Joseane Santos Cruz, Marcos Leandro Cruz, Dinamarta Virgínio
Ferreira, Paulo Fellipe Cristaldo & Ana Paula Albano Araújo

Universidade Federal de Sergipe. Centro de Ciências Biológicas e da Saúde. Departamento de
Ecologia. Lab. Interações Ecológicas. Tel.: +55 79 31946926.

1. INTRODUÇÃO

A territorialidade consiste em um importante processo que determina os padrões de distribuição dos indivíduos e espécies nos *habitats* (Brown 1964). Animais de várias taxa apresentam comportamento de agressividade (Jang *et al.* 2008, Adams 2016, Booksmythe *et al.* 2010, Baker 1983), normalmente associado ao uso consistente de uma determinada área e à defesa de recursos, delimitando territórios alimentares, de nidificação ou de reprodução (Brown 1964). Esse comportamento de agressividade envolve elevado custo energético, risco de morte ou injúria, e desta forma podem variar dependendo do contexto ambiental (Castro & Caballero 2004).

Estudos têm demonstrado que a agressividade entre vizinhos tende a ser menor do que aquela observada entre indivíduos ou colônias que possuem territórios mais distantes entre si (Booksmythe *et al.* 2010, Jeager 1981, Langen *et al.* 2000). Este fenômeno - conhecido como 'Querido Inimigo' (Fisher 1954) - tem sido comumente demonstrado para espécies de aves (Lovell & Johnston 2009)(Lovell & Lein 2004), mamíferos (Moser-Purdy & Mennill 2016), peixes (Leiser & Itzkowitz 1999), caranguejo (Booksmythe *et al.* 2010), anfíbios (Bee 2003), lagartos (Husak & Fox 2003) e alguns grupos de insetos (Dimarco *et al.* 2010, Langen *et al.* 2000).

Insetos sociais podem representar bons modelos para estudos de defesa de território. Estes organismos são amplamente reconhecidos por sua habilidade em construir ninhos - estrutura física que confere segurança contra predadores e os protege das flutuações abióticas - assim como por sua capacidade de discriminar indivíduos próprios e não-próprios às suas colônias (Liang *et al.* 2001, Kaib *et al.* 2004). Assim, estes insetos apresentam agressividade intra- e interespecífica, promovendo a coesão e proteção do grupo, bem como a defesa de seus recursos. Além de protegerem a colônia

em si, os insetos sociais também podem mostrar territorialidade na defesa de áreas de forrageio, como já relatado para formigas (Adams 2016), vespas (El-Banna *et al.* 1999) e cupins (Leponce *et al.* 1996, Adams & Levings 1987). Para muitos destes insetos, as atividades de forrageio se iniciam e terminam no ninho, o que restringe a área de uso da colônia à uma única localidade (Holway & Case 2000). Assim, este forrageio em torno de um sítio-central (ex. ninho) impede que as colônias alterem totalmente sua área quando as condições locais são desfavoráveis, tornando as colônias mais susceptíveis à defesa do espaço frente às variações locais na oferta de recursos.

Os cupins são insetos eussociais que contribuem significativamente na ciclagem da matéria orgânica, principalmente nos ambientes tropicais (Jouquet *et al.* 2011). Além de apresentarem capacidade de reconhecimento intercolonial (como outros insetos sociais), algumas espécies são forrageadoras de sítio-central e precisam adotar estratégias para minimizar os custos de forrageio de acordo com a oferta local de recursos, como já demonstrado para *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Almeida *et al.* 2016). Estudos já demonstraram que algumas espécies podem exibir territorialidade (Levings & Adams 1984), o que foi constatado por meio de observações diretas de defesa de território ou sugerido pela distribuição espacial regular entre ninhos (Kaib *et al.* 2002, 1997). Além disso, estudos recentes demonstraram que a quantidade local de recursos pode modular a agressividade e aceitação de pistas químicas intraespecíficas (Cristaldo *et al.* 2016), assim como determinar diferentes níveis de sobreposição de espaços de forrageio (Araújo *et al.* 2016). Porém, assim como observado em outros grupos, o fenômeno do 'Querido Inimigo' ainda permanece controverso. Estudos realizados com colônias de formigas e cupins, por exemplo, tanto confirmaram este fenômeno, como mostraram tendência oposta (Langen *et al.* 2000, Sanada-Morimura *et al.* 2003, Gordon 1989, Dunn & Messier 1999, Kaib *et al.* 2004).

A Hipótese do Querido Inimigo pode ser explicada pelo elevado custo associado às disputas contínuas entre vizinhos e ao menor risco potencial de perdas que estes representam, já que as barreiras entre as áreas vizinhas já estão estabelecidas (Moser-Purdy & Mennill 2016). No caso de insetos sociais, a agressividade pode ser modulada principalmente pela percepção de hidrocarbonetos cuticulares (HCs) entre indivíduos de diferentes colônias. Este perfil de odores cuticulares, por sua vez, é dependente de fatores genéticos (Van Zweden & D’Ettorre 2010), embora também existam evidências de que o tipo de dieta consumida interfere em sua composição (Liang & Silverman 2000, Florane *et al.* 2004). Outra possibilidade para esta maior aceitação entre vizinhos ocorreria porque os encontros constantes no entorno de seus territórios promoveria uma habituação entre seus odores, o que permitiria uma redução no gasto energético em confrontos constantes. Dunn & Messier (1999) propuseram que o reconhecimento entre indivíduos de diferentes colônias ocorre tanto através do odor determinado geneticamente quanto também do odor ambiental, que deve ser mais similar entre colônias vizinhas.

Neste estudo, testamos se a Hipótese do Querido Inimigo se aplica a colônias de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). Para isso, analisamos se: (i) a agressividade; (ii) o deslocamento e velocidade de caminamento; e (iii) a mortalidade dos indivíduos é aumentada quando estes são pareados com indivíduos de ninhos distantes quando comparado ao pareamento entre ninhos vizinhos.

2. MATERIAL & MÉTODOS

2.1. Local de coleta e espécie amostrada

As coletas foram realizadas nos meses de novembro de 2016 e fevereiro de 2017 (época seca) na Reserva Biológica Santa Isabel (10°43'56" S, 36°50'36"W), município de Pirambu, Sergipe, Brasil. O clima da região é classificado como megatermal úmido e sub-úmido, com temperatura média anual em torno de 26°C e precipitação média de 1400 mm (SEPLAN/ SUPES 2009). A vegetação da reserva consiste em pastagens (gramíneas e juncos), restinga, coqueiros, zonas úmidas e pântanos.

Nasutitermes aff. *coxipoensis* é uma espécie amplamente distribuída na região Neotropical, com registros entre a Guiana Francesa, Brasil e Argentina (Laffont *et al.* 2012). Colônias desta espécie constroem ninhos epígeos formados por um material cartonado escuro e bastante fino, que se desintegra facilmente (Mathews 1977). Segundo Almeida *et al.* (2016) os indivíduos dessa espécie forrageiam principalmente à noite, entre 6h da tarde e 6h da manhã, por meio de trilhas ao ar livre que são depois convertidas em galerias.

Para a condução dos experimentos, ninhos de *N. aff. coxipoensis* foram totalmente removidos de uma área aberta e homogênea, com predomínio de gramíneas e vegetação baixa. Foram coletados um total de seis ninhos, sendo três com distância menor do que 5m entre si ('ninhos vizinhos') e outros três a uma distância maior do que 160m dos primeiros ('ninhos não-vizinhos').

2.2. Delineamento experimental

Os bioensaios foram conduzidos a fim de analisar as interações comportamentais, mortalidade, deslocamento e velocidade de caminhamento dos indivíduos em pareamentos entre colônias vizinhas e entre colônias distantes entre si. Em todos os

casos, operários e soldados de cada colônia foram removidos dos ninhos coletados e mantidos em placas de Petri (7cm Ø x 1cm) por 12h, na ausência de luz, à temperatura de 25°C.

2.2.1. Comportamentos intercoloniais e mortalidade

A fim de avaliar se os comportamentos intercoloniais (nível de agressividade, comportamentos positivos e vibração) e a mortalidade entre indivíduos são dependentes da distância entre colônias, foram feitas todas as combinações de pareamento de indivíduos provenientes de ninhos próximos vizinhos ($N = 3$) e entre cada um destes com um ninho distante ($N = 3$). O controle consistiu no pareamento de indivíduos provenientes da mesma colônia ($N = 6$). Para cada combinação de ninhos, foram feitas quatro repetições, totalizando 48 placas.

Cada réplica consistiu em uma placa de Petri contendo 20 indivíduos, sendo 10 indivíduos (oito operários e dois soldados)/colônia. O fundo das placas foi coberto com papel filtro para permitir o livre movimento dos indivíduos. As observações, para cada repetição de combinação entre colônias, foram feitas simultaneamente por quatro observadores. Para cada placa, foram feitas cinco observações de 30 segundos, intercaladas por 15 segundos, totalizando 3,5 minutos de observação/placa. Neste intervalo de tempo, foi registrado o número de comportamentos de positivos (trofalaxia bucal, trofalaxia proctodeal, autogrooming, allogrooming e antenação), comportamentos negativos (mordida e luta) e de vibração. O índice de agressividade (IA) foi calculado pela razão entre o número de comportamentos negativos e o número total de comportamentos observados.

Após as observações, todas as placas foram mantidas em B.O.D. na ausência de luz, à temperatura de 25°C. O número de indivíduos mortos em cada placa foi contabilizado em intervalos de uma hora até a morte de todos os indivíduos.

2.2.2. Deslocamento e velocidade de caminhamento dos indivíduos

A fim de analisar se o deslocamento e velocidade de caminhamento dos indivíduos são afetados pela distância entre colônias, foram realizadas todas as combinações de pareamento intercoloniais descritas no experimento anterior. Neste caso, em cada placa de Petri foram inseridos seis indivíduos. Para as combinações intercoloniais próximas e distantes foram inseridos três indivíduos/colônia (dois operários e um soldado). O tratamento controle consistiu em seis indivíduos da mesma colônia (quatro operários e dois soldados). Foram realizadas quatro repetições/combinção, totalizando 48 placas.

As placas contendo os diferentes tratamentos foram filmadas durante 10 minutos utilizando uma câmera (Panasonic SD5 Superdynamics - WV-CP504), equipada com lente Spacecom (1/3" 3-8 mm) acoplada a um computador. O deslocamento e velocidade de caminhamento foram capturadas com o software Ethovision® XT (versão 8.5; Noldus Integration System, Sterling, VA) e posteriormente analisadas no software Studio 9 (Pinnacle Systems, MountainView, CA). Em todas as repetições, foram contabilizados a velocidade de caminhamento (mm/s) e a distância percorrida (mm) para cada indivíduo na placa, a fim de posteriormente calcular a média do grupo. Os indivíduos foram sempre acondicionados na placa de Petri antes do início da filmagem.

2.3. Análises Estatísticas

Em todos os casos, as análises foram realizadas considerando-se os valores médios para cada combinação de colônias pareadas dentro de cada tratamento. As análises foram realizadas no software R (R Development Core Team 2015) usando modelos lineares generalizados (GLM) seguidos pela análise de resíduos para verificar a adequabilidade da distribuição utilizada. Nos casos em que não houve diferença entre os tratamentos ($P > 0,05$), os mesmos foram agrupados.

A fim de analisar se os comportamentos entre indivíduos (variáveis y) de diferentes colônias pareadas são dependentes das distâncias entre as mesmas, os dados foram submetidos à Análise de Deviância (ANODEV). Neste caso, foram feitas análises separadamente, considerando-se os seguintes comportamentos: IA, o número total de comportamentos positivos e o número de vibrações. Análise similar foi utilizada para verificar se o deslocamento (mm) e a velocidade de caminamento (mm/s) (variáveis y) são dependentes das distâncias entre as colônias de *N. aff. coxipoensis*.

Para verificar se o tempo gasto para mortalidade dos indivíduos de *N. aff. coxipoensis* (variável y) depende da distância entre as colônias (vizinhas ou distantes) os dados foram submetidos à Análise de Sobrevivência, utilizando-se distribuição Weibull. Foi estimado, para cada placa, o tempo médio para mortalidade dos indivíduos. Posteriormente, estes dados (tempo médio para morte - variável y) foram submetidos à Análise de Deviância (ANODEV) em função da distância entre colônias (variável x).

3. RESULTADOS

3.1. Comportamentos intercoloniais

Indivíduos de mesma colônia não mostraram agressividade entre si, diferindo significativamente do IA observado nos demais tratamentos ($F_{2,9} = 11,56$, $P = 0,003$; Fig. 1A). No entanto, o IA não diferiu entre indivíduos de diferentes colônias, independentemente da distância entre as mesmas ($P < 0,27$; Fig. 1A). De forma similar, o número de comportamentos positivos foi maior entre indivíduos provenientes da mesma colônia do que entre indivíduos de colônias distintas ($F_{2,9} = 19,038$, $P < 0,005$), os quais não diferiram entre si ($P = 0,814$; Fig. 1B). Os sinais de vibração executados pelos indivíduos de *N. aff. coxipoensis* não diferiu entre os tratamentos ($F_{2,9} = 2,421$ e $P = 0,14$).

3.2. Bioensaios de Sobrevivência

A mortalidade dos indivíduos ocorreu mais rapidamente (ex. menor tempo médio para morte) quando houve pareamento de indivíduos provenientes de diferentes colônias (próximas e distantes), do que no tratamento controle (indivíduos de mesma colônia) ($F_{2,9} = 19,22$, $P = 0,001$). Não houve diferença significativa na velocidade de mortalidade dos cupins, independentemente se os mesmos foram provenientes de colônias espacialmente próximas ou distantes ($P = 0,99$; Fig. 2).

3.3. Deslocamento e velocidade de caminhada

A distância percorrida ($F_{2,9} = 9,37$, $P < 0,005$) e a velocidade de caminhada ($F_{2,9} = 4,61$, $P = 0,04$) de *N. aff. coxipoensis* foram maiores no controle do que nos demais tratamentos. Por outro lado, não houve variação significativa na distância

percorrida ($P = 0,57$) e na velocidade de caminhada ($P = 0,55$) entre indivíduos de colônias próximas e distantes (Fig. 3 A-B).

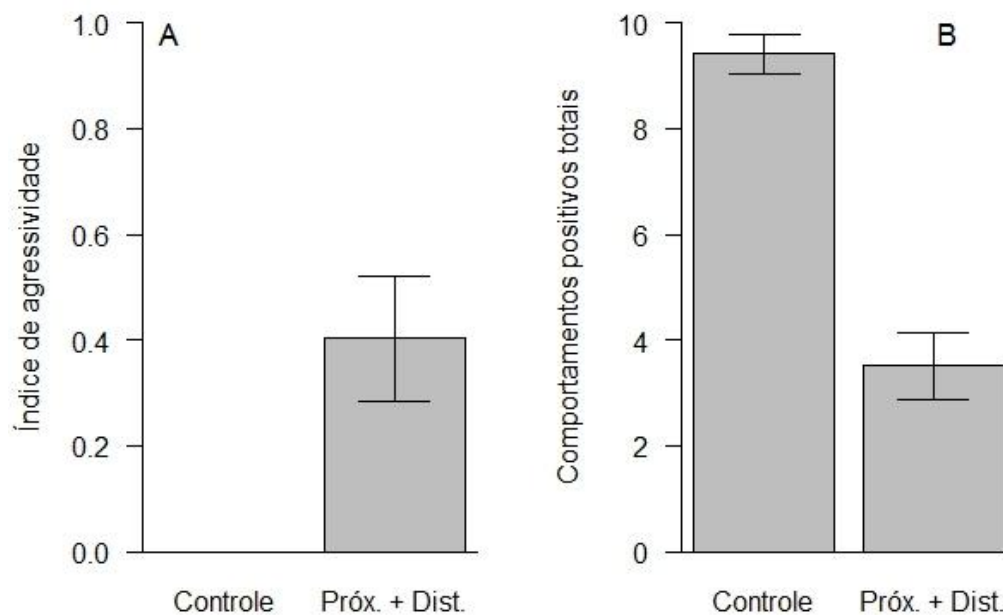


Fig. 1. Média de comportamentos executados entre indivíduos de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* em diferentes tratamentos: controle (indivíduos de mesma colônia) e em pareamento de indivíduos provenientes de colônias próximas e distantes entre si. (A) Índice de agressividade (comportamentos negativos/ total de comportamentos) entre indivíduos e (B) Comportamentos positivos totais.

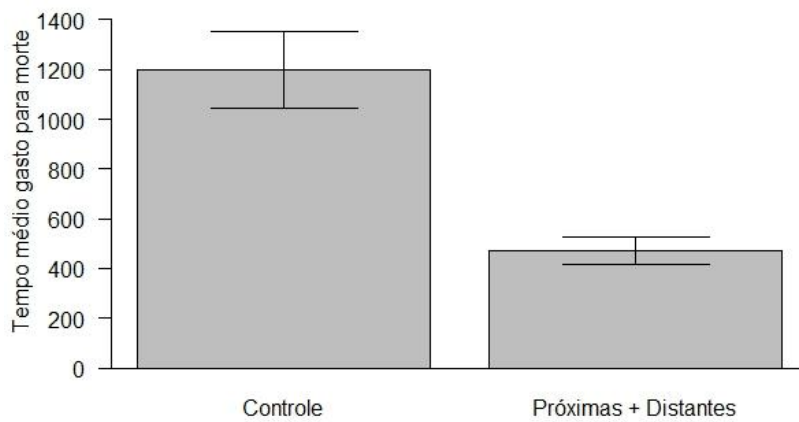


Fig. 2. Tempo médio para morte de indivíduos de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* em diferentes tratamentos: controle (indivíduos da mesma colônia) e em pareamento de indivíduos provenientes de colônias próximas e distantes entre si.

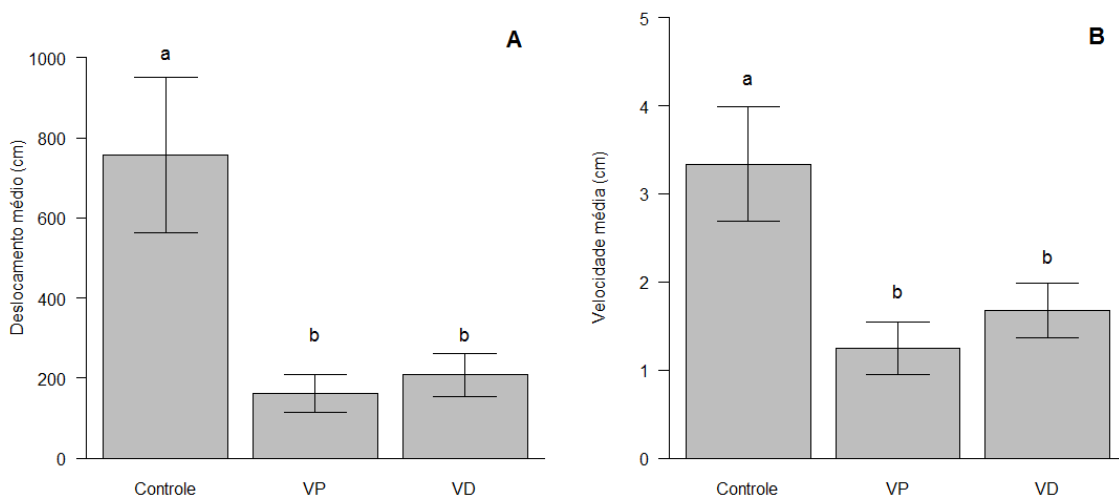


Fig. 3. Distância (A) e velocidade percorrida (B) por indivíduos de *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* em diferentes tratamentos: controle (indivíduos da mesma colônia) e pareamento de indivíduos provenientes de colônias próximas e distantes entre si.

4. DISCUSSÃO

Vários estudos têm demonstrado que animais podem inferir maior agressividade contra intrusos do que com vizinhos (Husak & Fox 2003, Dimarco *et al.* 2010, Booksmythe *et al.* 2010, Moser-Purdy & Mennill 2016, Leiser & Itzkowitz 1999). Nossos resultados, no entanto, mostraram que apesar dos indivíduos de *N. aff. coxipoensis* terem discriminado entre companheiros próprios e não-próprios aos seus ninhos, a distância entre as colônias não alterou o nível de agressividade (Fig. 1), assim como a sobrevivência (Fig. 2) e a movimentação (Fig. 3) dos indivíduos. Resultados semelhantes também foram encontrados para outras espécies de cupins, como por exemplo: *Macrotermes subhyalinus* (Kaib *et al.* 2004), *M. bellicosus* (Kaib *et al.* 2004), *M. falciger* (Kaib *et al.* 2002), *Cornitermes cumulans* (Marins & DeSouza 2008) e *N. corniger* (Dunn & Messier 1999).

Embora a Hipótese do Querido Inimigo tenha sido comprovada em vários estudos, em muitos casos os resultados são contrastantes (veja Temeles 1994), inclusive para cupins (Dunn & Messier 1999). Defesa é uma característica da história de vida dos organismos que envolve elevados custos. Assim, estar envolvido em confrontos pode limitar a capacidade dos indivíduos de desempenhar tarefas que poderiam ser destinadas ao crescimento e reprodução da colônia. Portanto, pode-se esperar que o surgimento de características morfológicas e/ou a exibição de comportamentos defensivos dependam da relação custo/benefício (ex. sejam contexto-dependentes). Desta forma, alta resposta defensiva deve ocorrer apenas quando os benefícios em exibir tal comportamento compensem os custos envolvidos. No presente estudo, por exemplo, verificamos que em situações de confronto intercolonial, os indivíduos se envolvem mais em comportamentos agressivos, o que aumenta sua probabilidade de morte e limita seu

poder de deslocamento (Fig. 2 e 3). Aqui hipotetizamos que a agressividade intercolonial em *N. aff. coxipoensis* seja modulada por fatores ambientais.

De fato, fatores exógenos (ex. ambientais) podem interferir na agressividade intercolonial (Van Zweden & D'Etorre 2010). Alguns estudos sugerem que agressividade e a sobreposição de áreas de forrageio de cupins podem ser dependentes da oferta local de recursos. Um estudo recente realizado com *N. aff. coxipoensis* mostrou que o *status* nutricional parece modular o nível de agressividade intercolonial (Cristaldo *et al.* 2016). Estes autores evidenciaram que colônias com quantidade intermediária de recursos foram mais agressivas com as vizinhas, seguidos por colônias sob alta oferta de recursos e de colônias que estavam sujeitas à baixa oferta de recursos. Similarmente, Araújo *et al.* (2016) mostraram que colônias de diferentes espécies de cupins apresentam maior sobreposição de áreas de forrageio nos extremos de disponibilidade de recursos (baixo e alto). Esses resultados em conjunto podem ser explicados pelo fato de que, sob baixa oferta de recursos, as colônias não apresentam energia suficiente para confrontos. Por outro lado, sob alta disponibilidade de recursos, as colônias não precisam entrar em conflito já que possuem excesso de energia disponível. Além do efeito da quantidade de recursos, outros estudos demonstraram que a similaridade na dieta consumida pelas colônias também pode reduzir a agressividade intercolonial, uma vez que é capaz de alterar o perfil de HCs, favorecendo a tolerância entre colônias (Florane *et al.* 2004, Liang & Silverman 2000).

A ausência de relação entre agressividade e distância observada aqui, poderia ser explicada pelas características do *habitat* amostrado. Uma vez que o estudo foi conduzido em uma área altamente homogênea, durante a estação seca, provavelmente havia uma baixa variabilidade e quantidade de recursos oferecidos. Assim, tais fatores contribuíram para que houvesse alta similaridade na dieta utilizada entre todas as

colônias (próximas e distantes), assim como uma baixa aquisição de energia pelas mesmas. Estes fatores podem ter promovido maior tolerância entre colônias independentemente da distância, seja devido *(i)* à similaridade dos HCs, *(ii)* à baixa energia disponível para disputa ou também *(iii)* ao alto custo em exibir comportamento agressivo em relação ao benefício obtido, uma vez que sob baixa disponibilidade de recurso não haveria vantagem em defender a área.

Concluindo, nossos estudos mostraram que a agressividade intercolonial não foi modulada pela distância entre as colônias e que limitou o poder de deslocamento e sobrevivência dos indivíduos. Estudos futuros poderiam analisar o papel das mudanças sazonais na oferta e variedade de recursos na modulação da agressividade intercolonial. Compreender como o ambiente pode interagir modulando agressividade pode facilitar o entendimento da ocupação do espaço pelos animais, com consequências no funcionamento dos ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, E. S. 2016. Territoriality in ants (Hymenoptera : Formicidae): a review. *Myrmecological News* 23: 101–118.
- ADAMS, E. S., and S. C. LEVINGS. 1987. Territory Size and Population Limits in Mangrove Termites. *J. Anim. Ecol.* 56: 1069–1081. Available at: <http://www.jstor.org/stable/4967>.
- ALCOCK, J., and K. M. O’NEILL. 1986. Density-dependent mating tactics in the gray hairstreak, strymon-melinus (Lepidoptera, Lycaenidae). *J. Zool.* 209: 105–113.
- ALMEIDA, C. S., P. F. CRISTALDO, D. F. FLORENCIO, N. G. CRUZ, A. A. SANTOS, A. P. OLIVEIRA, A. S. SANTANA, E. J. M. RIBEIRO, A. P. S. LIMA, L. BACCI, and A. P. A. ARAÚJO. 2016. Combined foraging strategy and soldier behaviour in *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae). *Behav. Processes* in press.
- ARAB, A., Y. CAROLLO BLANCO, and A. M. COSTA-LEONARDO. 2012. Dynamics of foraging and recruitment behavior in the Asian subterranean termite *Coptotermes gestroi* (Rhinotermitidae). *Psyche* (Stuttg). 2012.
- ARAÚJO, A. P. A., P. F. CRISTALDO, D. F. FLORENCIO, F. S. ARAÚJO, and O. DESOUSA. 2016. Resource suitability modulating spatial co-occurrence of soil-forager termites (Blattodea: Termitoidea). *Austral Entomol.* in press.
- BAKER, R. R. 1983. Insect Territoriality. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 65–89.
- BEE, M. A. 2003. A test of the “dear enemy effect” in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 601–610.
- BILLEN, J. 2006. Signal variety and communication in social insects. ... *Sect. Exp. Appl.* ... 17: 9–25.
- BOOKSMYTHE, I., M. D. JENNIONS, and P. R. Y. BACKWELL. 2010. Investigating the “dear enemy” phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Anim. Behav.* 79: 419–423.
- BROWN, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160–169.
- BURT, W. H. 1949. Territoriality. *J. Mammal.* 30: 25–27.
- CASTRO, J. J., and C. CABALLERO. 2004. Effect of the light intensity upon the agonistic behaviour of Juvenile of white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot and Daget, 1974). *Aggress. Behav.* 30: 313–318.

- CRISTALDO, P. F., A. P. A. ARAÚJO, C. S. ALMEIDA, N. G. CRUZ, E. J. M. RIBEIRO, M. L. ROCHA, A. S. SANTANA, A. A. SANTOS, A. P. OLIVEIRA, O. DESOUSA, and D. F. FLORENCIO. 2016. Resource availability influences aggression and response to chemical cues in the Neotropical termite *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* in press.
- DETTO, T., M. D. JENNIONS, P. R. Y. BACKWELL, S. THE, A. NATURALIST, N. MAY, T. DETTO, M. D. JENNIONS, and P. R. Y. BACKWELL. 2017. Crab When and Why Do Territorial Coalitions Occur? Experimental Evidence from a Fiddler Crab. 175.
- DIMARCO, R. D., A. G. FARJI-BRENER, and A. C. PREMOLI. 2010. Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: Behavioral and genetic evidence. *Behav. Ecol.* 21: 304–310.
- DUNN, R., and S. MESSIER. 1999. Evidence for the opposite of the Dear Enemy Phenomenon in termites. *J. Insect Behav.* 12: 461–464.
- EL-BANNA, S., S. ZALAT, A. AHMED, and F. GILBERT. 1999. Territoriality and foraging behaviour of some solitary wasps in Egypt. *Egyptian J. Biol.* 1: 96–103.
- FISHER, J. 1954. Evolution and bird sociality. *In* J. Huxley, A. Hardy, and E. Ford (Eds.) *Evolution as a process.* pp. 71–83, London.
- FITZPATRICK, S. M., and W. G. WELLINGTON. 1983. Insect territoriality. *Can. J. Zool.* 61: 471–486.
- FLORANE, C. B., J. M. BLAND, C. HUSSENER, and A. K. RAINA. 2004. Diet-mediated inter-colonial aggression in the formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *J. Chem. Ecol.* 30: 2559–2574.
- GESE, E. M. 2001. Territorial defense by coyotes (*Canis latrans*) in Yellowstone National Park, Wyoming: who, how, where, when, and why. *Can. J. Zool.* 79: 980–987.
- GETTY, T. 1987. Dear Enemies and the Prisoners-Dilemma - Why Should Territorial Neighbors Form Defensive Coalitions. *Am. Zool.* 27: 327–336.
- GORDON, D. 2002. The organization of work in social insect colonies. *Complexity* 380: 43–46. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/cplx.10048/abstract>.
- GORDON, D. M. 1989. Ants distinguish neighbors from strangers. *Oecologia* 81: 198–200.
- GRIMALDI, D., and M. S. ENGEL. 2005. *Evolution of the Insects.*
- HOLWAY, D., and T. CASE. 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in

- polydomous colonies of the Argentine ant. *Anim. Behav.* 59: 433–441.
- HUNT, J. H., and F. J. RICHARD. 2013. Intracolony vibroacoustic communication in social insects. *Insectes Soc.* 60: 403–417.
- HUSAK, J. F., and S. F. FOX. 2003. Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours. *Anim. Behav.* 65: 391–396.
- ISHIKAWA, Y., and T. MIURA. 2012. Hidden aggression in termite workers: Plastic defensive behaviour dependent upon social context. *Anim. Behav.* 83: 737–745. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.12.022>.
- JANG, Y., H. C. GERHARDT, and J. C. CHOE. 2008. A comparative study of aggressiveness in eastern North American field cricket species (genus *Gryllus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 1397–1407.
- JEAGER, R. G. 1981. Vol. 131, No. 6 *The American Naturalist* June 1988. 131: 893–900.
- JOUQUET, P., S. TRAORÉ, C. CHOOSAI, C. HARTMANN, and D. BIGNELL. 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *Eur. J. Soil Biol.* 47: 215–222.
- KAIB, M., S. FRANKE, W. FRANCKE, and R. BRANDL. 2002. Cuticular hydrocarbons in a termite: Phenotypes and a neighbour-stranger effect. *Physiol. Entomol.* 27: 189–198.
- KAIB, M., P. JMHASLY, L. WILFERT, W. DURKA, S. FRANKE, W. FRANCKE, R. H. LEUTHOLD, and R. BRANDL. 2004. Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *J. Chem. Ecol.* 30: 365–85.
- KAIB, M., S. MIKUS, R. BAGINGE, J. STADLER, and R. BRANDL. 1997. Distribution of *Macrotermes michaelseni* colonies on different spatial scales. *Mitteilungen der Deutschen Gessellschaft fur Allg. und Angew. Entomol.* 1189–192.
- LAFFONT, E. R., J. M. CORONEL, and G. J. TORALES. 2012. Nest architecture, colony composition and feeding substrates of *Nasutitermes coxipoensis* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in subtropical biomes of northeastern Argentina. *Sociobiology* 59: 1297–1313.
- LANGEN, T. A., F. TRIPET, and P. NONACS. 2000. The red and the black: Habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert Pheidole ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 285–292.
- LEISER, J., and M. ITZKOWITZ. 1999. The benefit of the dear enemy recognition in three contender convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. *Behaviour* 136: 983e1003.

- LEPONCE, M., Y. ROISIN, and J. M. PASTEELS. 1996. Intraspecific interactions in a community of arboreal nesting termites (Isoptera: Termitidae). *J. Insect Behav.* 9: 799–817.
- LEVINGS, S. C., and E. S. ADAMS. 1984. Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove forest. *J. Anim. Ecol.* 53: 705–714.
- LIANG, D., G. . BLOMQUIST, and J. SILVERMAN. 2001. Hydrocarbon-released nestmate aggression in the Argentine ant, *Linepithema humile*, following encounters with insect prey. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol.* 129: 871–882.
- LIANG, D., and J. SILVERMAN. 2000. “You are what you eat”: diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften* 87: 412–416.
- LOVELL, S. F., and M. R. LEIN. 2004. Neighbor-stranger discrimination by song in a subsocial bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behav. Ecol.* 15: 799–804.
- LOVELL, S. T., and D. M. JOHNSTON. 2009. Designing Landscapes for Performance Based on Emerging Principles in Landscape Ecology. *Ecol. Soc.* 14: 44.
- MARINS, A., and O. DESOUZA. 2008. Nestmate Recognition in *Cornitermes cumulans* termites (insecta: Isoptera). *Sociobiology* 51: 255–263.
- MATHEWS, A. G. A. 1977. Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- MOSER-PURDY, C., and D. J. MENNILL. 2016. Large vocal repertoires do not constrain the dear enemy effect: a playback experiment and comparative study of songbirds. *Anim. Behav.* 118: 55–64.
- OTTE, D., and A. JOERN. 1975. Insect territoriality and its evolution: population studies of desert grasshoppers on creosote bushes. *J. Anim. Ecol.* 44: 29–54.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. The R Foundation for Statistical Computing. ISBN: 3-900051-07-0, Vienna, Austria.
- RESH, V. H., and R. T. CARDÉ. 2009. *Encyclopedia of Insects* 2nd ed.
- SANADA-MORIMURA, S., M. MINAI, M. YOKOYAMA, T. HIROTA, T. SATOH, and Y. OBARA. 2003. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. *Behav. Ecol.* 14: 713–718.
- SHELTON, T. G., and J. K. GRACE. 1997. Suggestion of an environmental influence on

- intercolony agonism of formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 26: 632–637.
- TEMELES, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: When are they “dear enemies”? *Anim. Behav.* 47: 339–350.
- TRANIELLO, J. F. 1981. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: Soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 78: 1976–9..
- TRANIELLO, J. F. A., and R. H. LEUTHOLD. 2000. Behavior and Ecology of foraging in termites. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.* In T. Abe, D. E. Bignell, and M. Higashi (Eds.) pp. 141–168, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- TSCHINKEL, W. R. 2010. The foraging tunnel system of the Namibian desert termite, *Baicaliitermes hainesi*. *J. Insect Sci.* 10: 65.
- VAN ZWEDEN, J., and P. D’ETTORRE. 2010. Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In G. Blomquist and A. Bagnères (Eds.) *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology.* pp. 222–244, Cambridge University Press, Cambridge.